

<https://helda.helsinki.fi>

Elinkierrot

Salo, Heljä Vanamo

Gaudeamus

2018

Salo , H V 2018 , Elinkierrot . julkaisussa S Timonen & J Valkonen (toim) , Sienten biologia .

2 toim , Gaudeamus , Helsinki , Sivut 158-171 . <

<https://helda.helsinki.fi/handle/10138/313222> >

<http://hdl.handle.net/10138/313314>

cc_by

publishedVersion

Downloaded from Helda, University of Helsinki institutional repository.

This is an electronic reprint of the original article.

This reprint may differ from the original in pagination and typographic detail.

Please cite the original version.

On tärkeä ymmärtää, että sienten suvulliseen lisääntymiseen liittyvien MORFOLOGISTEN rakenteiden (sukusolut, sukusolupesäkkeet ja itiöemät) kehitys on tapahtumana erillinen eikä liity suvullisen yhteensopivuuden geneettiseen määräytymiseen. Erilaisten paritumiseen vaikuttavien geneettisten valintatekijöiden suuren määrän vuoksi esimerkiksi halkiheltalla (*Schizophyllum commune*) on 27 000 paritumistyyppiä. Suvullisten rakenteidensa puolesta sienet voivat olla YKSIKOTISIA (♂- ja ♀-pesäkkeet sijaitsevat samassa yksilössä) tai KAKSIKOTISIA (♂- ja ♀-pesäkkeet sijaitsevat eri yksilöissä). Suvulliset rakenteet voivat olla myös erilaistumattomia, kuten suurimmalla osalla sienistä. Tällöin sukusolupesäkkeiden vastineina toimivat kasvulliset rihmat ja sukusoluina rihmojen tumat.

5.2 ELINKIERROT

Vanamo Salo

Elinkierrolla tarkoitetaan sienen kaikkia elämänvaiheita, toisin sanoen elinkaarta, alkaen yhdestä itiömuodosta ja ulottuen seuraavan sukupolven vastaavaan vaiheeseen (Kirk ym. 2008). Elinkierrossa ovat keskeisesti esillä sienelle tyypilliset lisääntymis- ja leviämistavat. KEHITYSKIERTO on elinkierrolle läheinen käsite, joka useimmilla eliöillä tarkoittaa kehitystä yksisoluisesta tsygootista monisoluiseksi lisääntyväksi eliöksi, joka lopulta kuolee. Yksisoluisten kehityskierto koostuu jakautumisesta kahdeksi elämänsä jatkavaksi tytärsoluksi. Elinkiertojen yksityiskohdissa voi olla paljon eroja jopa lähisukuisten lajien välillä (Moore-Landecker 1982; Alexopoulos ym. 1996).

5.2.1 ELINKIERTOJEN PERUSKÄSITTEET JA YLEISET PIIRTEET

Sienten elinkierrot voivat olla yksinkertaisia tai hyvinkin monivaiheisia. Useimpien sienten elinkierrossa vuorottelevat kromosomistoltaan yksinkertainen ja kaksinkertainen elämänvaihe (HAPLO- ja DIPLOFAASI). Sienikunnan erikoispiirteenä on kaksitumainen vaihe, jossa kaksi haploidia tumaa on samassa solussa pitkähkön ajan yhtymättä toisiinsa. Sieniryhmien välillä on huomattavia eroja näiden eri elämänvaiheiden kestossa. Sienille on tyypillistä, että haplofaasi on pitkä ja että useimpien sienten kasvulliset rihmat ovat haploideja. Kantasienten rihmastot ovat kuitenkin kaksitumaisia. Sienillä diploidi monisoluihin elämänvaihe on erittäin harvinainen ja diploidi yksisoluihin elämänvaihe puolestaan tavallinen ilmiö.

Eliöiden suvulliseen lisääntymiseen liittyviä käsitteitä ovat tsygoottinen ja sporinen meioosi. TSYGOOTTINEN MEIOOSI on tyypillinen sienille

ja muille eliöille, joiden elinkierrossa haploidi monisoluinen vaihe on valitseva. Tsygootti ei koskaan jakaudu mitoottisesti vaan menee meioosiin välittömästi. SPORINEN MEIOOSI koskee niitä perin harvoja sieniä (lähinnä itusienten kaaren lajeja), joilla on monisoluinen haploidi ja diploidi elämänmuoto. Näiden sienten tsygootti jatkaa kasvuaan mitoottisten solunjakojen takia ja meioosi tapahtuu joskus paljon myöhemmässä elämänvaiheessa.

Monilla eliöillä elinkierto on liittyy SUKUPOLVENVUOROTTELU. Sukupolvenvuorottelun määritelmän mukaan monisoluinen haploidi suvullinen ja monisoluinen diploidi suvuton elämänvaihe vuorottelevat säännöllisesti. Diploidi vaihe (SPOROFYYTTI) tuottaa meioosin jälkeen haploidisia itiöitä ja haploidi vaihe (GAMETOFYYTTI) mitosisin jälkeen sukusoluja (Raven ym. 1986). Sekä haploidi että diploidi elämänvaihe kykenevät mitoottisiin jakoihin. Tällainen sukupolvenvuorottelu on luonteenomainen kasvukunnalle mutta on harvinainen sienikunnassa, eikä sitä tavata kuin joillakin siimallisilla sienillä (itusienet). Sienitieteessä sukupolvenvuorottelu-käsitettä saatetaan soveltaa toisin, jolloin sillä tarkoitetaan yleensä suvullisen ja suvuttoman lisääntymiskierron elämänmuotojen ymmärtämistä eri sukupolviksi (Kirk ym. 2008). Monilla sienillä suvullisen ja suvuttoman lisääntymisen vaiheet ovat morfologisilta ominaisuuksiltaan niin erilaisia, ettei niitä ole aina pystytty yhdistämään samaan sieneen. Tällaisen kaksimuotoisen sienen suvullinen muoto on TELEOMORFI ja suvuton ANAMORFI.

Erilaisten sienten elinkiertojen kirjo on valtava (TIETOLAATIKKO 2). Ne onkin syytä ymmärtää sopeutumina ympäriöihin elinoloihin eli siihen, mikä on välttämätöntä hengissä säilymiselle ja jälkeläisten tuottamiselle. Eliöt, jotka pystyvät lisääntymään sekä suvullisesti että suvuttomasti, suuntaavat energiansa suureen jälkeläistuottoon suvuttoman lisääntymisen avulla silloin, kun kasvuolot ovat hyvät. Ympäristön olojen huonontuessa ne vaihtavat tehottomampaan suvulliseen lisääntymiseen varmistaakseen geneettisesti monimuotoisten jälkeläisten saamisen. Ihmisen näkökulmasta hyvällä sienen elinkierron tuntemuksella on paljon merkitystä, mikäli halutaan löytää tehokkaita keinoja torjua kasvitautien aiheuttajia. Patologit voivat tulkita elinkiertoja tautien kehityskiertoina, joissa kuvataan myös sienen aiheuttama tartunta eri vaiheineen (Valkonen ym. 2005; Agrios 2005).

TIETOLAATIKKO 2. ELINKIERROT

Elinkierrot voidaan luokitella seuraavasti pitäen silmällä suvullisen ja suvutoman lisääntymisen asemaa sekä haplo- ja diplofaasin kestoa ja vuorottelua (Raper 1966b; Carlile ym. 2001).

1. Suvuton kierto: sienillä haplofaasissa tapahtuva suvuton lisääntyminen.
2. Haplodidi kierto: sieni on haplofaasissa, ja tumien yhtymistä seuraa välittömästi meioosi, joten diplofaasi on erittäin lyhyt, yhden solun mittainen.
3. Yksi-kaksitumainen kierto: sienikunnan tavallisin kierto. Siinä on huomattavia eroja sen perusteella, kuinka pitkä on haplofaasi (esim. kotelosienillä pitkä, useimmilla kantasienillä suhteellisen lyhyt) suhteessa kaksitumavaiheeseen (esim. kotelosienillä hyvin lyhyt, kantasienillä vallitseva).
4. Kaksitumainen kierto: sieni on koko ajan kaksitumavaiheessa hedelmöityshetkeä ja sitä seuraavaa meioosia lukuun ottamatta.
5. Haplo–diploidi kierto: haplo- ja diplofaasi vuorottelevat säännönmukaisesti. Tämä kierto on sienillä hyvin harvinainen.
6. Diploidi kierto: haplofaasi on rajoittunut sukusoluihin tai sukusolupesäkkeeseen, ja muuten sieni on koko ajan diplofaasissa. Kierto on varsin harvinainen.

5.2.2 SIIMALLISET SIENET

Siimallisiksi sieniksi kutsutaan sieniä, joilla on ainakin yksi siimallinen elämänvaihe. Näihin sieniin kuuluvat itusienet, pötsisienet ja piiskasiimasienet. Monet siimalliset sienet ovat kaikissa elämänvaiheissaan yksisoluisia, jotkut puolestaan muodostavat haarattomia tai symmetrisesti kahteen suuntaan haarautuvia monisoluisia rihmoja. Suvullisen lisääntymisen alkuvaiheessa haploideista koiras- ja naarassukusolupesäkkeistä vapautuu yksisiimaisia parveiluitiötä, jotka yhdyttyään muodostavat kaksisiimaisen diploidin solun. Jos parveiluitiöt ovat keskenään samannäköisiä, niitä sanotaan ISOGAAMISIKSI. Jos niillä on selvä ulkonäköero, joka yleensä liittyy kokoon, puhutaan ANISOGAAMISISTA sukusoluista. Liikkumatonta naarasparveiluitiötä kutsutaan OOGAAMISEKSI sukusoluksi. Hedelmöittynyt solu menettää kypsyessään siimansa ja kasvat-
taa ympärilleen paksun seinän muuttuen lepoasteiseksi diploidiksi itiöksi. Olo-
suhteiden muuttuessa paremmiksi itiö muodostaa PARVEILUITIÖPESÄKKEEN, jossa tapahtuu meioosi, tai itiö itse muuttuu suoraan sellaiseksi. Meioosin tuloksena syntyy haploideja parveiluitiötä, joista kehittyy kasvullisia soluja.

Suvuttomassa lisääntymisvaiheessa kasvullinen haploidi solu voi pysyä lepoasteena vaihtelevan pituisia aikoja ja muuttua sitten

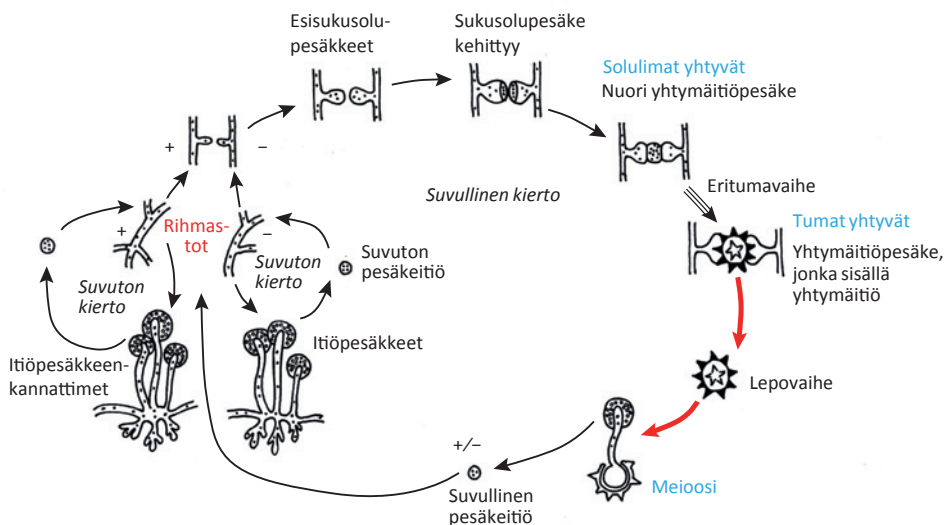
parveiluitiöpesäkkeeksi. Paisuva solu käy läpi useita peräkkäisiä mitooseja, ja niiden myötä solusta tulee monitumainen. Solulimaa kertyy kunkin tuman ympärille ja solukalvot eriyttävät tumat erillisiin soluihin. Soluihin kasvavat siimat, ja syntyneet yksisiimaiset parveiluitiöt vapautuvat parveiluitiöpesäkkeestä ja uivat pois. Uudessa ravinteikkaassa paikassa parveiluitiöistä irttoa siima, minkä jälkeen ne kasvattavat soluseinän ja kehittyvät omiksi kasvullisiksi elämänmuodoikseen.

Elinkierrossa on huomionarvoista, että lepoaste voi syntyä sekä suvullisesti että suvuttomasti ja se voi olla joko diploidi tai haploidi. Monien siimallisten sienten suvullista lisääntymistä ei kuitenkaan tunneta.

5.2.3 SIIMATTOMAT EI-KAKSITUMAiset SIENET

Alakaariin Entomophthoromycotina, Kickxellomycotina, Mortierellomycotina, Mucoromycotina ja Zoopagomycotina kuuluu monenlaisia sieniä. Näiden sienten yhdistävänä piirteenä pidetään sitä, että suvullisessa lisääntymisessä syntyy yhtymäitiöitä, vaikka kaikilta lajeilta niitä ei ole toistaiseksi löydetty. Suvuton lisääntyminen tapahtuu yleensä pesäkeitiöiden ja harvemmin kuromäitiöiden avulla.

Esimerkiksi mustarönsyhomeen (*Rhizopus stolonifer*, aiemmin mustaleipähome) haploidissa elinkierrossa näkyy heterotallisen sienen haplo- ja diplofaasin vuorottelu (kuva 2). Suvuton lisääntyminen on rönsyhomeen



KUVA 2. Mustarönsyhomeen (*Rhizopus stolonifer*) elinkierro. Tumien kromosomimäärän muutoskohdat on merkitty sinisellä. Haploidit elämänvaiheet on merkitty mustilla nuolilla, diploidit punaisilla nuolilla ja eritumavaihe kolmin-kertaisella nuolella. Pisteet rihmastoissa ja itiöissä ovat tumia. Sienet viettävät suurimman osan elämästään haploideina monitumaisina rihmastoina (punainen teksti). + ja - kuvastavat eri paritumistyyppijä. (VANAMO SALO.)

tavallisin lisääntymistapa. Haplofaasivaiheessa eri pariutumistyyppit elävät omina monitumaisina rihmastoinaan. Elinkierron siirtyessä suvuttomaan lisääntymisvaiheeseen rihmastoisiin syntyy pystysuuntaisia ilmarihmoja, ITIÖPESÄKKEENKANNATTIMIA, joiden päät pullistuvat. Pullistumiin kertyy useita tumia, ja niistä muodostuu itiöpesäkkeitä, joissa mitoottisten jakojen tuloksena syntyy massoittain haploidisia monitumaisia pesäkeitiöitä. Itiöpesäkkeen seinän kuivuttua ja rikkouduttua pesäkeitiöt vapautuvat ilmaan, ja sopivalle kasvualustalle päästyään ne itävät ja kasvattavat haploidista monitumaista kasvullista rihmastoja.

Rönsyhomeen elinolojen heiketessä sieni vaihtaa suvuttoman lisääntymisen suvulliseen. Kun kahteen eri pariutumistyyppiin kuuluvat rihmastot kohtaavat toisensa, kahden eri ilmarihman kärkisolut pullistuvat ESISUKUSOLUPESÄKKEIKSI. Esisukusolupesäkkeet erottuvat väliseinillä muusta rihmastosta ja muuttuvat varsinaiseksi sukusolupesäkkeeksi sen jälkeen, kun kahden esisukusolupesäkkeen välinen seinä on hajonnut ja solumat ovat yhtyneet. Kahta erilaista tumatyyppiä joutuu näin samaan soluun ja alkaa eritumainen vaihe. Tämän jälkeen tumat yhtyvät toisiinsa ja sieni siirtyy diplofaasiin. Monitumainen diploidi solu kasvattaa ympärilleen soluseinän ja muuttuu yhtymäitiöpesäkkeeksi, jonka sisällä kehittyy yksi yhtymäitiö, joka on sienen kesto- ja LEPOMUOTO. Kasvulle jälleen suotuisissa oloissa yhtymäitiö kasvattaa suvullisen itiöpesäkkeen. Meioosi tapahtuu jo yhtymäitiön itäessä, ja periaatteessa itiöpesäkkeestä syntyy kahta eri pariutumistyyppiä edustavia suvullisia itiöitä, minkä myötä sieni palaa normaaliin haplofaasiinsa. Rönsyhomeella meioosin jälkeen käy usein kuitenkin niin, että toinen pariutumistyyppi abortoituu, jolloin itiöpesäkkeestä vapautuu vain toisen pariutumistyyppin itiöitä.

5.2.4 KERÄSIENET

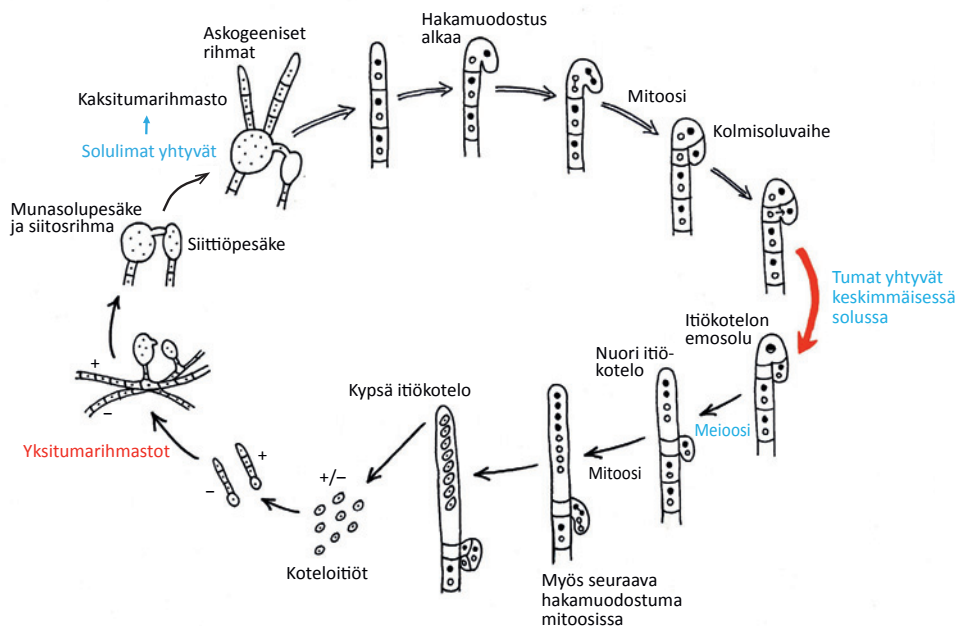
Keräsienien elinkierroista tiedetään toistaiseksi vain vähän. Ne viettävät elämänsä pääosin monitumaisina rihmastoina. Keräsienillä ei ole havaittu suvullista lisääntymistä, vaikka sienirihmojen soluissa on yleensä useita keskenään erilaisia tumia. Viimeaikaisten molekyylibiologisten tutkimusten mukaan tuman meioottiseen jakautumiseen liittyvät geenit ovat löydettyissä myös keräsienien genomissa (Halary ym. 2011). Tämä viittaa siihen, että jonkinlainen suvullisen lisääntymisen kaltainen prosessi geneettisen monimuotoisuuden säilyttämiseksi olisi todennäköinen.

Keräsienet ovat ehdottomia symbiontteja ja ne lisääntyvät suvuttomasti isäntäkasvilla. Suotuisissa ympäristöoloissa suurikokoiset monitumaiset itiöt itävät, muodostavat painerihman ja tunkeutuvat isäntänsä solukkuun. Uusia itiöitä syntyy rihmastosta joko isännän ulkopuolella tai sitten sen sisäpuolella. Sienet voivat myös lisääntyä rihmaston paloista.

5.2.5 KOTELOSIENTET

Kotelosienten kasvullinen rihmasto on yksitumaista ja haploidia. Kotelosienet lisääntyvät suvuttomasti kuromaitiöiden avulla, ja niitä ehtii olla monilla sienillä useita sukupolvia lyhyessä ajassa. Ne eivät muodostu itiöpesäkkeisiin vaan erityisten rihmojen, kuromankannattimien, päihin. Monista kotelosienistä tunnetaan vain suvuttomasti lisääntyvä elämänmuoto.

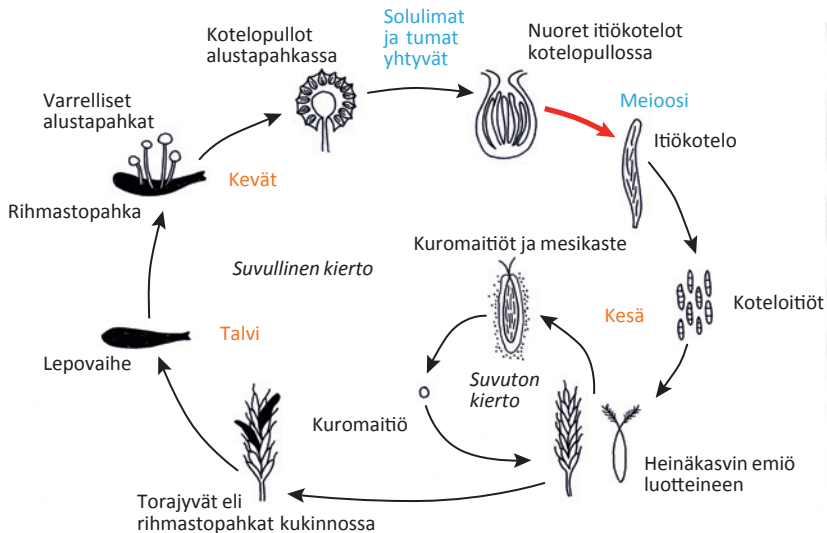
Suvullisessa lisääntymisessä kuhunkin rihmastoon kehittyy sekä MUNA-että SIITTIÖPESÄKKEITÄ, joihin kertyy useita tumia. Eri pariumistyyppiä edustavien rihmastojen pariumtuessa tumia siirtyy siittiöpesäkkeestä munapesäkkeeseen jälkimmäisestä kasvanutta uloketta, SIITOSRIHMAA, pitkin ja munapesäke stimuloituu kasvattamaan ASKOGEENISIÄ rihmoja, joihin tumat vaeltavat pareittain (KUVA 3). Tämä munapesäkkeestä syntyvä rihmasto on kaksitumaista, ja kaksitumaisten rihmojen kärkisolut muodostuvat itiökoteloiiksi. Mikroskoopissa nähtävien rakenteiden perusteella ilmiötä



KUVA 3. Kotelosienten sukusolupesäkkeiden, hakamuodostuksen ja itiökoteloiden kehitys suvullisessa kierrossa. Hakamuodostus toistuu lukuisia kertoja aina uuden kehittyvän itiökotelon sivuhaarassa, joka on syntynyt askogeenisen rihman kärkisolusta. Tumien kromosomimäärän ja solun tumamäärän muutokset on merkitty sinisellä. Haploidit elämänvaiheet on merkitty mustilla nuolilla, diploidit vaihe punaisella nuolella ja kaksitumavaiheet kaksinkertaisilla nuolilla. Kotelosienet viettävät suurimman osan elämästään haploidina yksitumaisena rihmastona (punainen teksti). + ja - kuvastavat eri pariumistyyppiä. (VANAMO SALO.)

kutsutaan hakamuodostukseksi. Hakamuodostus askogeenisen rihman kärjessä varmistaa sen, että itiökotelon emosoluun tulee kaksi erilaista tumaa (LUKU 2.3.2). Kärkisolu pitenee taipuen koukuksi, ja kaksitumaisen solun molemmat tumat käyvät samanaikaisesti läpi mitoosin. Solunjaossa syntyy kaksi väliseinää ja kolme solua. Erilaiset tumat yhtyvät keskimmäisessä solussa, itiökotelon emosolussa, jolloin syntyy diploidi solu. Nuoren itiökotelon diploidi vaihe ei kestä kauan, ja meioosissa syntyy neljä kappaletta haploideja tumia. Kukin tuma käy välittömästi läpi vielä mitoosin, joten koteloiitiöitä on kypsässä itiökotelossa lopulta kahdeksan. Vapauduttuaan kukin koteloiitiöistä itää kasvattaen kaltaistaan rihmastoa. Kotelosienet ovat suurimman osan elinkierrostaan haploideja, mutta itiöemä koostuu haploidista ja kaksitumaisesta rihmastosta (KUVA 3).

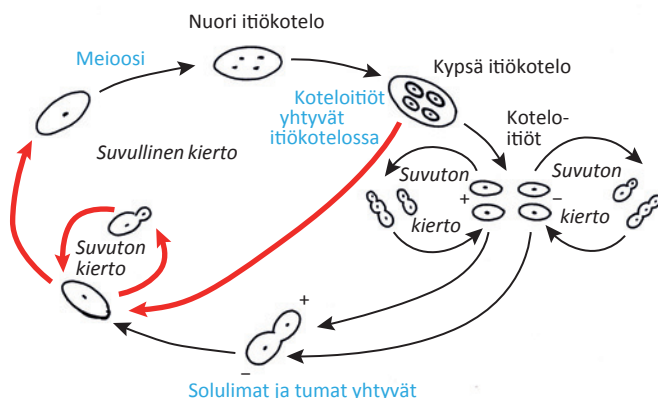
Torajyvä sienellä (*Claviceps purpurea*) on kotelosienille tyypillinen yksikaksitumainen elinkierro (KUVA 4). Keväällä talvehtineisiin rihmastopahkoihin syntyy pitkäperäisiä alustapahkoja, joiden sisällä kehittyvät kotelopullot. Suvullisessa vaiheessa kotelopulloihin muodostuu itiökotelaita ja niihin puolestaan koteloiitiöitä, jotka vapauduttuaan leviävät ilmavirtojen mukana kukkivien heinäkasvien luoteille. Koteloiitiöt itävät ja kasvattavat rihmastoan emin sikiäimeen saakka (primaarinen tartunta). Tähän rihmastoon



KUVA 4. Torajyvä sienen (*Claviceps purpurea*) elinkierro. Tumien kromosomimäärän ja solun tumamäärän muutokset on merkitty sinisellä. Haploidit elämänvaiheet on merkitty mustilla nuolilla ja diploidi vaihe punaisella nuolella. Lyhyt kaksitumavaihe (ASKOGEENISET RIHMAT) ei näy tässä kuvassa. Torajyvä sienen haploidit rihmasto kasvaa kasvissa, kun taas monien muiden kotelosienten haploidit rihmastot kasvavat maassa tai muussa aineksessa. Kotelosienet ovat suurimman osan elinkierrostaan haploideja. (VANAMO SALO.)

syntyy suvuttomasti pienikokoisia kuromaitiöitä, jotka kulkeutuvat ilma-
virtojen ja hyönteisten mukana uusiin heiniin (sekundaarinen tartunta).
Infektoituneista kukista erittyvä makea neste, mesikaste, saa hyönteiset vie-
railemaan kukissa. Sienen kasvu aiheuttaa jyvän muuttumisen tavallista suu-
remmaksi alkaloideja sisältäväksi rihmastopahkaksi eli torajyväksi, joka on
sienen talvehtimismuoto.

Kotelosienten ryhmän sisällä esiintyy hyvin erilaisia elinkiertoja, sillä
osa lajeista on monisoluisia rihmamaisia sieniä ja osa yksisoluisia hiivoja tai
muita hiivamaisia sieniä. Pääosa hiivamaisten sienten lisääntymisestä tapah-
tuu suvuttomasti joko silmikoimalla tai jakautumalla kahtia. Useimmista hii-
voista tunnetaan kuitenkin myös niiden suvullisen lisääntymisen vaiheet.
Esimerkiksi leivinhiiwalla on haplo–diploidi elinkierto, jossa sekä haploidit
että diploidit solut lisääntyvät suvuttomasti silmikoimalla ja kaksitumavaihe
puuttuu kokonaan (KUVA 5).



KUVA 5. Leivinhiiwan (*Saccharomyces cerevisiae*) elinkierto. Tumien kromosomimäärän ja solun tumamäärän muutokset on merkitty sinisellä. Haploidit elämänvaiheet on merkitty mustilla ja diploidit punaisilla nuolilla. + ja - kuvastavat eri paritumistyyppiä. (VANAMO SALO.)

Leivinhiiwan elinkierrossa suvuton diploidi vaihe on vallitseva. Sen suvul-
linen lisääntyminen käynnistyy, kun diploidin sienen elinolot heikkenevät.
Yksittäisestä hiivasolusta tulee itiökotelo, jossa tapahtuu meioosi. Sen tulok-
sena syntyy neljä paksuseinäistä haploidia koteloitiötä, kaksi kumpaakin
paritumistyyppiä. Ne vapautuvat itiökotelon seinän repeytyessä auki. Näin
syntyneet haploidit solut ovat kooltaan pienempiä kuin diploidit solut. Ne
jakautuvat mitoottisesti monta kertaa silmikoimalla. Kun toisilleen sopivat,
eri paritumistyyppiä edustavat haploidit itiöt parituvat keskenään, ne

muodostavat diploidin solun. Tämä diploidi solu ei käy läpi meiosisia heti, toisin kuin muissa sieniryhmissä on tavallista, vaan se jakautuu edelleen mitoottisesti silmikoimalla synnyttäen lisää kaltaisiaan diploideja soluja. Toisinaan diploidi solu voi syntyä myös nopeasti kahden koteloitien yhtyessä jo itiökotelovaiheessa.

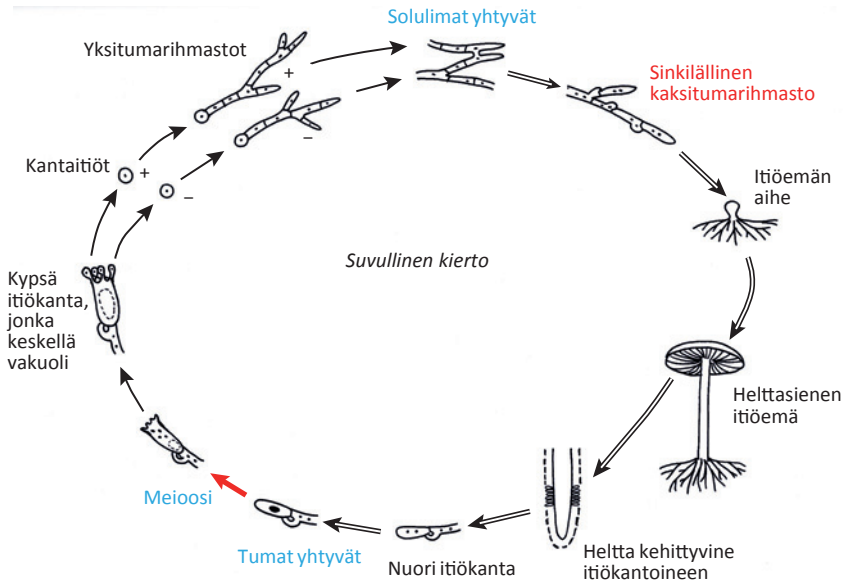
Suvuttomassa lisääntymisessä silmikoiminen tapahtuu leivinhiihalle luonteenomaisesti solun päästä, josta pieni pullistuma alkaa kasvaa. Kasvun aikana tuma jakautuu mitoottisesti ja toinen tuma siirtyy pullistumaan. Kun pullistuma on lähes emosolun kokoinen, soluseinä alkaa muodostua niiden väliin ja lopulta uusi solu vapautuu. Usein jo ennen lopullista irtoamista uusikin solu on alkanut silmikoitua, joten leivinhiiwa saattaa muodostaa lyhyitä soluketjuja, VALERIHMOJA.

Useimpien jäkälien sieniosakas on kotelosieni. Jäkälat lisääntyvät ja leviävät tehokkaalla tavalla suvuttomasti JÄKÄLÄMURUSTEN, tappimaisten, korallimaisten tai suomumaisten sekovarren haarojen tai SEKOVARREN palasten avulla (LUVU 6.3). Jäkälämuruset syntyvät selväräjaisilla alueilla sekovarren keskellä tai eräillä lajeilla sen koko pinnalla. Suvuttomat leviäimet sisältävät sekä sieniosakkaan rihmoja että leväosakkaan soluja. Useat jäkäläsienet muodostavat myös suvuttomia kuromaitiöitä, joista leväosakas puuttuu. Suvullinen lisääntyminen koskee vain sieniosakasta, jonka itiökotelot syntyvät joko kotelomaljoissa tai kotelopulloissa. Koteloitioista kasvava rihma kehittyä edelleen vain, jos se kohtaa sopivan leväosakkaan soluja. Leväosakas lisääntyy puolestaan vain suvuttomasti jakautumalla.

5.2.6 KANTASIENET

Haploidi kantaitiö kasvattaa itäessään haploidia pitkää ja monisoluista yksitumaista rihmastoja. Kahden eri pariutumistyyppiä edustavan rihmaston yhtyessä niiden solulimat yhdistyvät mutta tumat eivät, ja syntynyt rihmasto on kaksi- ja eritumaista. Kaksitumainen rihmasto on pitkäikäistä. Sopivissa oloissa rihmasto alkaa muodostaa itiöemiä. Sinkilämuodostus sienirihman kärkisolussa varmistaa sen, että itiökannan emosoluun tulee kaksi erilaista tumaa (KUVA 13 LUVUSSA 2). Rihmaston kärkisolussa syntyy pieni haara, johon kaksitumaisen solun toinen tuma vaeltaa. Molemmat tumat läpikäyvät lähes yhtä aikaa mitoosin, ja molempien tytärtumien välille kasvaa soluseinä. Haaran kärki yhtyy kärjen takana olevan uuden solun kanssa päästäen haaraan jääneen tuman vaeltamaan tähän soluun. Kärkisolusta muodostuu itiökanta heti sen jälkeen, kun aikaisemmin erillään pysyneet tumat yhtyvät. Itiökanta on siis nuorena diploidi ja tyypillisessä tapauksessa yksisoluinen. Meioottinen jako tapahtuu hyvin pian. Itiökannan kärkeen muodostuu neljä pullistumaa, joista kehittyvät itiöperät. Itiökannan tyveen syntyy vakuoli, joka kasvaa ja pakottaa meiosisissa syntyneet neljä tumaa vaeltamaan

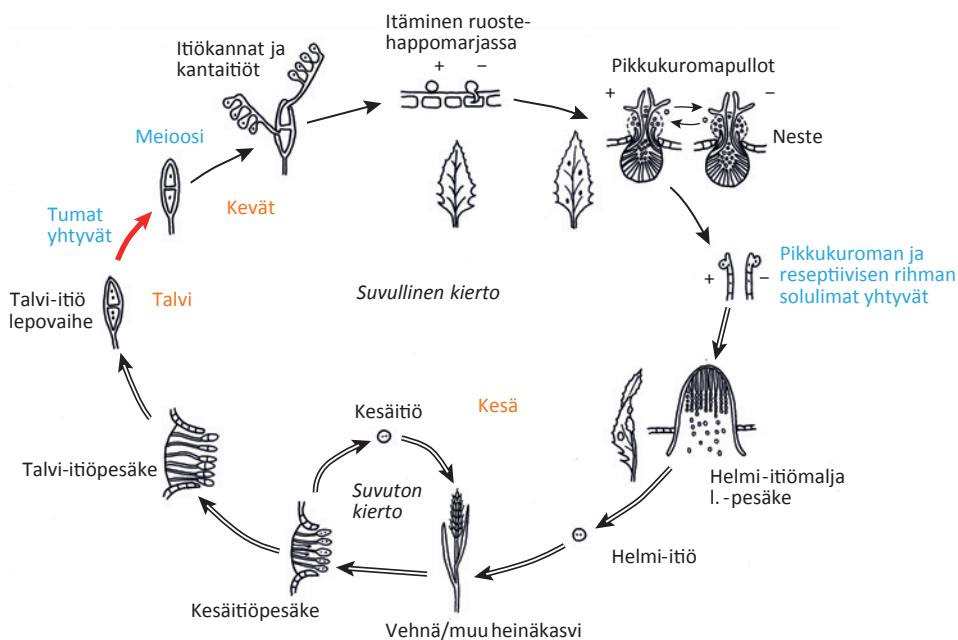
itiöperiin, joiden pullistuneista päistä muodostuu neljä haploidia kantaitiota (TIETOLAATIKKO 3). Sinkilän ajatellaan usein vastaavan kotelosienten haka-muodostusta. Läheskään kaikilla kantasienillä ei ole kuitenkaan sinkilöitä rihmoissaan. Kantasienten vallitseva elämänvaihe on kaksitumainen, ja itiö-emät koostuvat tällaisesta rihmastosta (KUVA 6).



KUVA 6. Tavallisen kantasienen elinkierto. Tumien kromosomimäärän ja solun tumamäärän muutokset on merkitty sinisellä. Haploidit elämänvaiheet on merkitty mustilla nuolilla, diploidi vaihe punaisella nuolella ja kaksitumavaiheet kaksinkertaisilla nuolilla. Kantasienet viettävät suurimman osan elämästään kaksitumaisena rihmastona (punainen teksti). + ja - kuvastavat eri paritutumistyyppijä. (VANAMO SALO.)

Kantasienillä suvuton lisääntyminen ei ole kovin yleistä. Niillä on paljon vaihtelua elinkierron muissa yksityiskohdissa, kuten itiökannan rakenteessa ja syntyvien kantaitiöiden määrissä. Erityisesti kasveissa loisivilla ruoste- ja nokisienillä on paljon omia ominaispiirteitä, kuten itiöistä syntyvä itiökanta. Esimerkiksi mustaruosteella (*Puccinia graminis*) on monivaiheinen yksi-kaksitumainen elinkierto, jossa on viisi erilaista itiötyyppiä ja kaksi isäntäkasvia (KUVA 7). Maissinnoella (*Ustilago maydis*) on puolestaan yksi-kaksitumainen elinkierto, jossa tautia aiheuttavan vaiheen alussa on morfogeneettinen muutos hiivamaisesta rihmamaiseksi (KUVA 8).

Mustaruoste lisääntyy suvullisesti keväällä, kun kaksisoluinen diploidi TALVI-ITIÖ itää (KUVA 7). Kummassakin solussa tapahtuu meioosi, ja kummastakin solusta kasvavat nelisoluiset pitkät itiökannat, joiden soluista



KUVA 7. Mustaruosteen (*Puccinia graminis*) elinkierro. Tumien kromosomimäärän ja solun tumamäärän muutokset on merkitty sinisellä. Haploidit elämänvaiheet on merkitty mustilla nuolilla, diploidi vaihe punaisella nuolella ja kaksitumavaiheet kaksinkertaisilla nuolilla. Mustaruosteen kaksitumaista rihmastoa kasvaa sekä ruustehappomarjassa että heinäkasvilla. Keväisin ruoste muodostaa hiukan haploidia rihmastoa happomarjassa. + ja - kuvastavat eri paritumistyyppiä. (VANAMO SALO.)

TIETOLAATIKKO 3. TETRAPOLAARINEN SUVULLINEN LISÄÄNTYMINEN

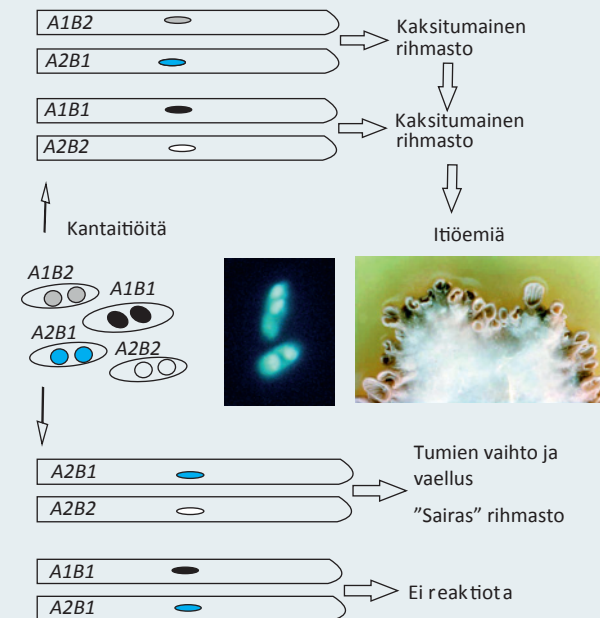
Halkiheltan (*Schizophyllum commune*) itiöemiä viljelmässä. Kaikki itiöemät ovat kehittyneet samasta kaksitumaisesta rihmastosta, jossa *MATA*- ja *MATB*-paritumistekijät ovat erilaiset, yksinkertaisesti kuvattuna $A_1B_1 \times A_2B_2$. Itiöemän heltoissa kehittyvissä itiökannoissa tapahtuu ensin kaksitumarihmastoston erimerkkisten tumien yhtyminen eli karyogamia ja tämän jälkeen välittömästi meioosi, jonka tuloksena syntyy neljä yksitumaista kantaitiota. Kussakin kantaitiössä tuma jakautuu välittömästi mitoottisesti. Kuvassa kaksitumaisten kantaitiöiden tumat on värjätty DNA:han sitoutuvalla värillä. Meioosissa syntyy neljä erilaista itiötyyppiä, jotka on kuvassa merkitty A_1B_1 , A_2B_2 (parentaaliset kombinaatiot), A_1B_2 ja A_2B_1 (uudet kombinaatiot). Kutakin itiötyyppiä syntyy yhtä paljon, sillä A- ja B-tekijöiden välillä ei ole kytkentää. Jokaisesta kantaitiöstä kasvaa haploidi samatunainen

rihmasto. Ainoastaan rihmastot, joissa sekä A- että B-tekijät ovat erilaiset, kehittyvät parituessaan kaksitumarihmastoksi (kuvan yläosa). Kuvan alaosa esittää sellaisten rihmastojen välistä vuorovaikutusta, joissa joko A- tai B-tekijät ovat samanlaiset. Jos A-tekijät ovat samanlaiset mutta B-tekijät erilaiset, *MATB*-lokuksen säätelemä viestintäreitti toimii ja haploidien rihmastojen välinen tumien vaellus ja vaihto toteutuu. Koska *MATA*-lokuksen geenien koodaamat transkriptiotekijät ovat samanlaiset, A-reitti ei aktivoidu ja rihmasto muuttuu epäsäännöllisesti kasvavaksi. Päinvastaisessa tilanteessa, jossa B-tekijät ovat samanlaiset mutta A-tekijät erilaiset, tumien vaellusta ja vaihtoa ei tapahdu ja rihmastot pysyvät haploideina. Samoin käy, jos parituissa (paritetuissa) haploideissa rihmastoissa sekä A- että B-pariutumistekijät ovat samanlaisia. Noin neljännes paritetuista haploideista rihmastoista johtaa sinkilärihmaston kehitykseen, kun riittävä määrä itiöitä on kerätty halkiheltan samasta itiöemäkasvatuksesta ja kasvatettu erillisiksi haploideiksi rihmastoiksi. Suotuisissa ympäristöoloissa kaksitumarihmaston kehittyä itiömiä ja elinkierto alkaa alusta.

Halkihelmtta

Haploidit samatumaiset rihmastot yhteensopivia

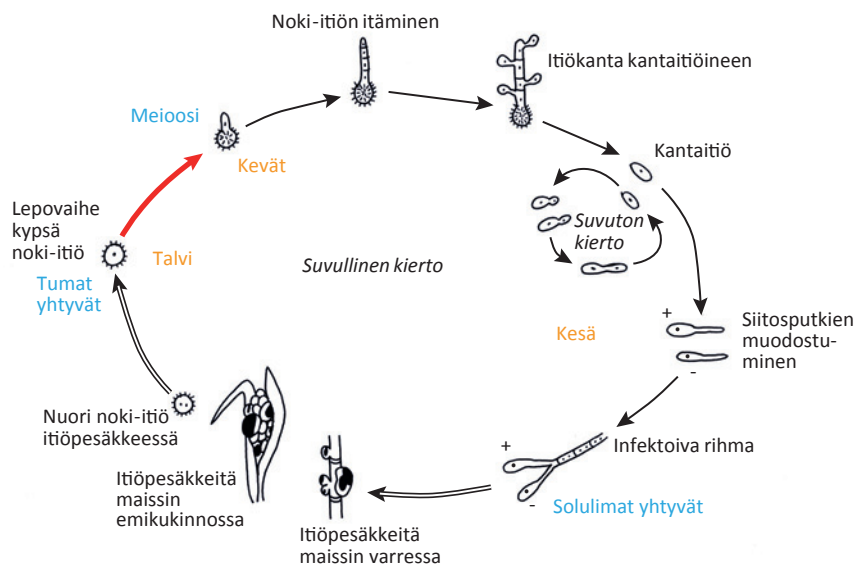
MATA- ja *MATB*-pariutumisaluiden geenit erilaiset



Haploidit rihmastot yhteensopimattomia

MATB- tai *MATA*-pariutumisaluiden geenit samanlaiset

(MARJATTA RAUDASKOSKI.)



Kuva 8. Maissinnoen (*Ustilago maydis*) elinkierto. Tumien kromosomimäärän ja solun tumamäärän muutokset on merkitty sinisellä. Haploidit elämänvaiheet on merkitty mustilla nuolilla, diploidi vaihe punaisella nuolella ja kaksitumavaiheet kaksinkertaisilla nuolilla. Maissinnoen kaksitumainen rihmasto kasvaa maississa. + ja - kuvastavat eri paritumistyyppisiä. (VANAMO SALO.)

muodostuu kaksi paria eri pariutumistyyppiä edustavia kantaitiöitä. Nämä haploidit kantaitiöt itävät ensimmäisessä isännässä (väli-isäntä), ruostehappomarjassa tai mahoniassa, joiden lehtien yläpinnalle kehittyy PIKKUKUROMAPULLOJA. Ne ovat hermafrodiitteja rakenteita, joissa kussakin on sekä koiraspuolisia PIKKUKUROMIA että naaraspuolisia reseptiivisiä rihmoja. Pikkukuromapullot tuottavat makeaa nestettä, joka houkuttelee hyönteisiä. Niiden mukana pikkukuromaitiöt pääsevät vastakkaisen pariutumistyyppin pikkukuromapulloihin. Kaksitumainen rihmasto muodostuu joko kahden eri pariutumistyyppiä edustavan pikkukuromaitiön, niistä kasvaneiden rihmojen tai pikkukuromaitiön ja rihman yhtyessä. Tämä rihmasto aiheuttaa lehtien alapinnalle HELMI-ITIÖMALJOJEN muodostumisen, ja niistä syntyy kaksitumaisina pysyviä suvuttomia HELMI-ITIÖITÄ. Helmiitiöt itävät päästyään tuulen mukana toiselle isäntäkasville, joka on heinäkasvi ja yleisimmin vehnä. Tätä isäntää sanotaan pääisännäksi. Korsiin ja lehtiin syntyy KESÄITIÖPESÄKKEITÄ, joista syntyy kaksitumaisia oranssinvärisiä suvuttomia KESÄITIÖITÄ. Ne infektoivat muita isäntäkasvilajin edustajia eli ympäristön terveitä vehniä. Tällaisia kesäitiösukupolvien voi yhden kesän aikana syntyä monta. Loppukesällä kehittyy vehnän lehtiin TALVI-ITIÖPESÄKKEITÄ, joihin muodostuu mustia, perällisiä, paksuseinäisiä, kaksisoluisia suvuttomia talvi-itiöitä. Osa talvi-itiöistä syntyy kesäitiöpesäkkeistä,

varsinkin talvi-itiövaiheen alussa. Talvi-itiöt ovat kaksitumaisia, mutta talven edistyessä niiden tumat yhtyvät ja niistä tulee diploideja. Vapautuneet talvi-itiöt vaipuvat lepotilaan ja talvehtivat sänkipellossa. Talvi-itiöt ovat ainoa ruostesienen itiömuoto, joka ei ole loisiva.

Ruostesienten elinkiertoihin kuuluu monia itiötyyppejä (Kolmer ym. 2009). Mikrosyklisillä ruosteilla elinkierto on lyhyt, ja niillä on yhdestä kolmeen itiötyyppiä; makrosyklisillä itiötyyppejä on puolestaan kolmesta viiteen. Jos itiötyyppejä on vain yksi, sieni lisääntyy suvuttomasti. Tämä tilanne on todennäköisesti seurausta väli-isännän menettämisestä. Isäntälajeja vaihtavien ruosteiden isäntäkasvit ovat yleensä varsin kaukaista sukua keskenään. Lyhentyneet syklit edustavat evolutiivisesti kehittyneempää vaihetta. Eri tumavaiheet (haploidi ja kaksitumainen) ovat infektiokyvyltään erilaisia ja tartuttavat eri isäntäkasveja.

Maissinnoen suvullisessa lisääntymisessä talvehtinut diploidi *NOKI-ITIÖ* itää tuottaen lyhyen itiökannan, johon diploidi tuma vaeltaa ja jossa se läpikäy meioosin (KUVA 8). Meioosin tuotteina syntyy vaihteleva määrä kantaitiöitä (*SPORIDIOITA*). Koska maissinnoki on *TETRAPOLAARINEN*, on syntyviä kantaitiöitä neljää eri tyyppiä. Haploidit kantaitiöt voivat lisääntyä suvuttomasti silmikoiden hiivamaisesti. Tämä elämänmuoto elää hajottamalla kuollutta ainesta maassa. Kahden toisilleen sopivan paritutumistyyppin kohdatessa ne kasvattavat siitosputket toisiinsa päin, ja solujen yhtyessä tapahtuu sienen kasvussa muutos: hiivamainen kasvu muuttuu rihmamaiseksi. Sopivien paritutumistyyppien on erottava toisistaan sekä *MATA*- että *MATB*-geeneiltään (LUKU 5.3), jotta syntyvä kaksitumainen rihmasto olisi kyllin voimakas tartuttamaan isäntäkasvin, maissin. Tartunta tapahtuu hyvin monista eri kohdista; infektiokohdassa on aina kasvin kasvusolukkoa (meristemaaattista solukkoa). Tartunta on tyypiltään paikallinen, vaikkakin *NOKI-ITIÖPESÄKKEITÄ* voi löytyä mistä tahansa kasvin kohdasta, eniten kuitenkin emikukinnoista. Noki-itiöpesäkkeissä kaksitumainen rihmasto pilkkoutuu noki-itiöiksi, joissa tumat yhtyvät ennen itiöiden vapautumista. Ne säilyvät lepoasteina, kunnes ympäristöolot ovat taas suotuisat itämiselle.

Monilla nokisienillä on elinkierrossaan sekä rihmamainen suvullinen vaihe että hiivamainen suvuton vaihe. Suvuton lisääntyminen haplofaasissa voi tapahtua joko hiivamaisesti tai rihmastollisesti. Rihmastollisessa suvuttomassa lisääntymisessä nokisienet tuottavat rihmaston kärjistä *AMPUKU-ROMAITIÖITÄ*, jotka sieni sinkoaa aktiivisesti ympäristöön. Kasvien loisilla infektoiva muoto on rihmamainen, ja eläinten loisilla se on hiivamainen (Morrow & Fraser 2009).